KALI-BRIEFE (Büntehof) **14** (1) 51—60 (1978)

Die Bedeutung der Mykorrhiza für die Nährstoffaufnahme

F. H. Meyer

Zusammenfassung

Ektomykorrhizen stellen wichtige nährstoff- und wasserabsorbierende Organe vieler Gehölze dar, besonders Pinaceen und Fagaceen. Das die jungen Wurzelteile lückenlos umkleidende Mycelgeflecht fungiert mit seinen in den Boden ausstrahlenden Hyphen analog den Wurzelhaaren, wie mit markierten Nährstoffen nachgewiesen wurde. Fehlen der Ektomykorrhiza hat eine verminderte Nährstoffaufnahme zur Folge. Als aktiver Stoffwechselprozeß ist die Nährstoffaufnahme und -weiterleitung durch die Mykorrhiza abhängig von ausreichender Kohlenhydratzufuhr und Sauerstoffversorgung. Inhibitoren der Atmung reduzieren die Ionenaufnahme.

Die Bedeutung der Endomykorrhiza für die Nährstoffaufnahme der Pflanze ist geringer, da bei Vorliegen einer Endomykorrhiza die Wurzeloberfläche noch in direktem Kontakt mit dem Boden steht. In Böden, die unter Mangel an verfügbarem Phosphor leiden, wurde aber eine deutliche Förderung der Wirtspflanzen festgestellt. Auch bei ausgeprägtem K- und N-Mangel des Substrates wirkt sich die Endomykorrhiza oft positiv auf die Wirtspflanze aus.

Stichworte:

Mikrobiologie — Mykorrhiza — Wurzel — Nährstoffverfügbarkeit — Nährstoffaufnahme

---

Vorkommen und Aufbau der Ekto- und Endomykorrhiza

Symbiosen zwischen Wurzeln höherer Pflanzen und Pilzen sind außerordentlich weit verbreitet. Bei mehr als 90 % der bisher untersuchten höheren Pflanzen konnte eine Mykorrhiza nachgewiesen werden. Das häufige Vorkommen der Mykorrhiza mag unter anderem darauf zurückzuführen sein, daß die jüngsten Teile der Pflanzenwurzeln im Gegensatz zu oberirdischen Pflanzenteilen über einen nur wenig wirksamen mechanischen Eindringungsschutz verfügen. Daher können Bodenpilze die zarten, nicht kutinisierten Membranen der Rhizodermis und Wurzelhaare relativ leicht durchdringen. Der eingedrungene Pilz muß sich dann mit den chemischen Abwehrkräften der höheren Pflanze auseinandersetzen. Hierbei kann sich zwischen höherer Pflanze und eingedrungenem Pilz ein Kampfgleichgewicht einstellen, das sich für beide Organismen als vorteilhaft erweist. Die meisten der heute bekannten Mykorrhizen stellen Kombinationen dar zwischen bestimmten höheren Pflanzen und spezifischen Pilzen (vgl. Tab. 1).

Die Mykorrhizapilze breiten sich im Gewebe der Wurzelrinde entweder intrazellular aus (Endomykorrhiza) oder interzellular (Ektomykorrhiza). Die Grenze zwischen der Endo- und Ektomykorrhiza ist keine starre, sondern es gibt eine Reihe von Zwischenformen (Ektendomykorrhiza, Mykorrhiza bei Arbutus, Arctostaphylos, Pyrolaceae und Monotropaceae).

Da bei der Ektomykorrhiza neben den interzellularen Hyphen meistens auch ein Pilzgeflecht die jungen zur Nährstoffaufnahme befähigten Wurzelteile völlig umhüllt, dürften Ektomykorrhizen die Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen sehr wesentlich beeinflussen.

KALI-BRIEFE (Büntehof) **14** (1) 51—60 (1978)

Tabelle 1

Übersicht über Mykorrhizatypen, Wirtspflanzen und Pilzpartner

Mykorrhizatypen		Wirtspflanzen		Pilzpartner
Ektotrophe Mykorrhiza	Ektomykorrhiza	Pinaceae Fagaceae Salicaceae Betulaceae	z. T. auch: Juglandaceae Ulmaceae Rosaceae Caesalpiniaceae Tiliaceae Myrtaceae	Basidiomycetes: bes. Amanitaceae, Boletaceae Cortinariaceae, Russulaceae Telephoraceae und Tricholomataceae Ascomycetes: bes. Tuberales
		Arbutus Arctostaphylos Monotropaceae Pyrolaceae		Basidiomycetes
Endotrophe Mykorrhiza	Endomykorrhiza	Ericaceae		Ascomycetes: Pezizella
		Orchidaceae		Basidiomycetes: Corticium, Armillaria, Xerotus, Marasmius u. a.
	Vesikular-arbuskulare Mykorrhiza	zahlreiche weitere Familien		Phycomycetes: Endogonaceae

Ektomykorrhiza

a) Erwerb von Nährstoffen

Als erster hat *Frank* (1885) die Vermutung geäußert, daß die Ektomykorrhiza als nährstoffabsorbierendes Organ der Pflanze fungiere. *Melin* (1917) beobachtete in entwässerten Torfmooren, daß solche Kiefernsämlinge, die frei von Mykorrhizen waren, Stickstoffmangelsymptome aufwiesen und kümmerten, während sich Sämlinge mit Mykorrhizen gesund entwickelten. Entsprechende Erfahrungen wurden später an Kiefern in tropischen Baumschulen gemacht (vgl. *Mikola* 1973). Auch Laubbäume (Eichen), die in primär mykorrhizafreie Steppenböden gepflanzt wurden, versagten, solange die Mykorrhiza noch fehlte (*Lobanow* 1960). Aus Tabelle 2 geht hervor, in welchem Maße die Nährstoffaufnahme bei Pinus-strobus-Sämlingen durch Mykorrhizen stimuliert wird.

Tabelle 2

Nährstoffaufnahme von Pinus-strobus-Sämlingen
(nach *Hatch* 1937)

	mit Mykorrhiza	ohne Mykorrhiza
Trockengewicht/Sämling (mg)	405	303
Wurzel/Sproß-Verhältnis	0,78	1,04
N-Gehalt (in % des Tr.-Gew.)	1,24	0,85
P-Gehalt (in % des Tr.-Gew.)	0,196	0,074
K-Gehalt (in % des Tr.-Gew.)	0,744	0,425
Aufnahme (mg/mg Wurzeltrockengew.)		
N	0,029	0,016
P	0,0045	0,0014
K	0,017	0,008

Das gesteigerte Wachstum der mykorrhizatragenden Sämlinge und ihr höherer Nährstoffgehalt kann zurückgeführt werden auf eine verstärkte Nährstoffabsorption oder aber auf eine erhöhte Freilegung von Nährstoffen aus den Nährstoffträgern und damit auf eine bessere Verfügbarkeit.

Für den Erwerb von Nährstoffen sind besonders die Hyphen von Bedeutung, die vom Pilzmantel in den Boden ausstrahlen. *Stone* (1950) verglich die P-Aufnahme verschiedener Pinus-radiata-Mykorrhizen und fand bei solchen mit reichlich ausstrahlendem Mycel eine größere Aufnahmekapazität. *Melin* und *Nilsson* (1950, 1952, 1953, 1955, 1958) sowie *Melin* et al. (1958) erbrachten mit Hilfe der Isotopentechnik den experimentellen Nachweis, daß das Außenmycel der Ektomykorrhiza analog den Wurzelhaaren die Nährstoffaufnahme bewerkstelligt.

b) Ökologische Bedeutung der Nährstoffaufnahme

Ektomykorrhizen werden seit *Stahl* (1900) oft als eine spezifische Erscheinung nährstoffarmer Böden (besonders des Podsols) betrachtet. Bei Nährstoffmangel ist der Wettbewerb um die erforderlichen Nährstoffe besonders intensiv und Mykorrhizapilze könnten durch ihre Nährstoffaufnahme die

Wirtspflanzen sehr fördern. Eigene Untersuchungen (*Meyer* 1962) zeigten jedoch, daß die Ansicht, Mykorrhizen seien spezifisch für nährstoffarme Böden, generell nicht gilt. In fruchtbaren Böden (eutrophe Braunerde) war der Prozentsatz der zu Mykorrhizen umgewandelten Wurzelspitzen (Mykorrhizafrequenz) größer als in weniger fruchtbaren Bodentypen (Podsol und podsolige Braunerde). In fruchtbaren Bodentypen können Ektomykorrhizen also durchaus gute Entwicklungsbedingungen finden. Allerdings fallen die Ektomykorrhizen in den fruchtbaren Waldböden weniger auf, weil hier im A-Horizont die Zahl der Wurzelspitzen wesentlich geringer ist als im Podsol (Podsol über 10 000 Wurzelspitzen pro 100 ml Boden, eutrophe Braunerde unter 500 Wurzelspitzen). Die Mykorrhizafrequenz hängt ab von den Bedingungen der Mykorrhizabildung (gut in Mull, schlecht in Rohhumus), die Zahl der Wurzelspitzen dagegen steht in Relation zum Nährstoffmangel (hoch im Rohhumus, gering im Mull). Trotz der ungünstigeren Bedingungen für die Mykorrhizabildung treten Ektomykorrhizen im Rohhumus viel deutlicher hervor, weil dort der A-Horizont dicht von Kurzwurzeln durchsetzt ist (vgl. *Meyer* und *Göttsche* 1971).

Überall dort, wo eine relativ kurze Vegetationsperiode herrscht, vermögen sich Gehölze mit Ektomykorrhiza gegenüber solchen ohne Ektomykorrhiza im Konkurrenzkampf durchzusetzen. Dieses ist der Fall an der borealen und subalpinen Waldgrenze, aber auch an der Waldgrenze zur Steppe bzw. Prärie (*Moser* 1967, *Meyer* 1973). In den kühlen Gebieten werden die Gehölze mit Ektomykorrhiza ganz offensichtlich gefördert durch die verstärkte Nährstoffaufnahme der Pilzpartner, in den Trockenbereichen durch die verstärkte Wasseraufnahme.

c) Mechanismus der Nährstoffaufnahme und Einfluß von Umweltfaktoren

Da der aus einem dichten Mycelgeflecht bestehende Pilzmantel des Mykorrhizapilzes den Zellen der Wurzelrinde keinen direkten Kontakt mit dem Boden ermöglicht, kommt dem Mycelgeflecht eine besondere Rolle bei der Nährstoffaufnahme zu. Durch künstliche Impfung mit unterschiedlich wirksamen Pilzpartnern läßt sich der Einfluß der Mykorrhiza auf die Wirtspflanze variieren. Darüber hinaus vermögen Mikroorganismen der Mykorrhizasphäre die Nährstoffaufnahme zu beeinflussen (*Bowen* und *Rovira* 1966). Über die Adsorption der Ionen im Bereich der pilzlichen Zellwände und über die Ionenaustauschprozesse zwischen Mykorrhiza und Boden ist noch relativ wenig bekannt. Bei den Pflanzenwurzeln herrscht allgemein die Kationenadsorption vor aufgrund der negativen Ladung der Protopektine und des äußeren Plasmalemmas. Bei Pilzen dürfte darüber hinaus auch die Möglichkeit zur Adsorption von Anionen bestehen, da in den Zellwänden der Pilze das Chitosan mit schwach basischen Eigenschaften vorkommen kann (*Bowen* 1973).

Versuche mit ^{32}P ergaben, daß vom aufgenommenen Phosphor zunächst ein Großteil im Mycel des Pilzmantels zurückgehalten wird (*Harley* und *McCready* 1952). Die im Pilzmantel akkumulierten P-Mengen werden rascher ins Innere der Wurzel transportiert, sobald die P-Zufuhr zum Außenmycel geringer wird. Die Nährstoffspeicherung im Pilzmantel wird als bedeutungsvoll für die gleichmäßige Versorgung des Wirtsbaumes mit Nährstoffen erachtet, insbesondere für solche Zeiten, wo der Bedarf höher ist als die Nachlieferungsmöglichkeit aus dem Boden (*Harley* 1969). Der Pilzmantel kann bis zu 40 % des Trockengewichtes einer Mykorrhiza ausmachen und so eine beträchtliche Speicherkapazität darstellen.

Aufnahme und Weiterleitung von Nährstoffen sind aktive Stoffwechselvorgänge und daher abhängig von einigen Faktoren:

a) Die Mykorrhiza benötigt Kohlenhydrate, um die für diese Stoffwechselleistungen erforderliche Energie zu gewinnen. Verminderte Photosynthese wirkt sich negativ auf die Nährstoffaufnahme aus.

b) Eine hinreichende Sauerstoffversorgung muß gegeben sein. Die Nährstoffaufnahme sinkt mit fallender Sauerstoffkonzentration allmählich und fällt unterhalb einer O_2-Konzentration von ca. 6 % rasch ab (*Harley* 1969). Auch *Shoulders* und *Ralston* (1975) ermittelten eine Reduktion der Nährstoffaufnahme mit sinkender Sauerstoffversorgung. Eine Ausnahme bildete das Nitrat, das bei Sauerstoffmangel und höheren Temperaturstufen verstärkt akkumuliert wurde. Die Atmung der Mykorrhiza verläuft intensiver als die von Wurzeln ohne Ektomykorrhiza (*Mikola* 1967, *Schweers* und *Meyer* 1970). Der hohe Sauerstoffbedarf der Mykorrhizen dürfte wesentliche Ursache für das rasche Absterben von Gehölzen mit obligater Mykorrhiza wie Buche und Tanne nach Erschwerung der Sauerstoffzufuhr durch Bodenverdichtung oder Abdeckung sein.

c) Die Intensität der Nährstoffaufnahme zeigt wie allgemein bei Stoffwechselprozessen eine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur. Nahe 0° C ist die Aufnahmerate gering, sie erhöht sich bis zu Temperaturen zwischen 15° und 20°. In diesem Temperaturbereich liegt der Q_{10}-Wert bei annähernd 2 und fällt oberhalb 20° wieder ab (*Harley* 1969).

d) Stoffwechselinhibitoren reduzieren die Nährstoffaufnahme.

Mykorrhizen sind auch imstande, organische Stickstoff- und Phosphorverbindungen auszunutzen (z. B. Aminosäuren und Nucleotide — *Bowen* 1973). Gerade hinsichtlich der Aufnahme organischen Stickstoffs vertrat *Frank* (1894) die Ansicht, daß die Ektomykorrhiza die Kiefer direkt aus der organischen Substanz des Waldhumus versorgen könne unter Umgehung des normalen Nährstoffkreislaufes mit völliger Mineralisation. *Walter* (1975) betrachtet den „kurzen Nährstoffkreislauf" über die Mykorrhizapilze sogar als charakteristisch für die Wälder der borealen Nadelwaldzone mit Rohhumus.

Wiederholt wurde eine Fixierung atmosphärischen Stickstoffs durch die Ektomykorrhiza angegeben (*Stevenson* 1959, *Richards* und *Voigt* 1964). Stets stellte sich jedoch heraus, daß Mykorrhizosphärenmikroorganismen für die Stickstoffixierung maßgebend waren.

Mangel an Spurenelementen kann zu reduzierten Wuchsleistungen von Holzplantagen führen; so wurde in Südaustralien der positive Einfluß der Pinus-radiata-Mykorrhiza auf die Zinkaufnahme nachgewiesen (*Bowen* 1973).

Für Bäume mit Ektomykorrhiza gilt die Symbiose hinsichtlich der Nährstoffaufnahme als sehr vorteilhaft. Die in den Boden ausstrahlenden Hyphen vergrößern die absorbierende Oberfläche beträchtlich. Sämlinge mit viel Mykorrhizen weisen oft ein größeres Sproß/Wurzel-Verhältnis auf als solche mit weniger oder ohne Mykorrhizen. Zwar muß die Wirtspflanze die Mykorrhizapilze mit Kohlenhydraten versorgen, dennoch dürften die Ektomykorrhizen als nährstoffabsorbierende Organe in bezug auf den Assimilatverbrauch ökonomischer für den Baum arbeiten als ein Wurzelsystem ohne Ektomykorrhiza. Fehlen nämlich die echten Mykorrhizapilze, so wird die Wurzel meistens von anderen Bodenpilzen infiziert und es entsteht die „Pseudomykorrhiza". Als Folge dieser Infektion wird die Bildung der Wurzelhaare unterdrückt, die äußeren Zellwände der Wurzel werden kutinisiert und das Lumen der äußeren Rindenzellen oft mit Gerbstoffen gefüllt. Die Leistung einer solchen Wurzel bei der Nährstoffaufnahme dürfte stark reduziert sein (*Meyer* 1973).

Endomykorrhiza

a) Erwerb von Nährstoffen

Da in der Endomykorrhiza nur einzelne Hyphen ins Innere der Wurzel eindringen und die Oberfläche der jüngeren Wurzelteile noch in direktem Kontakt mit dem Boden steht, dürfte der Endomykorrhiza eine geringere Bedeutung bei der Nährstoffaufnahme zukommen als der Ektomykorrhiza. Dementsprechend sind auch die Angaben über eine Stimulierung der Wirtspflanze durch die Endomykorrhiza unterschiedlich (vgl. *Mosse* 1973). Oft wird jedoch betont, daß die vesikular-arbusculare Mykorrhiza ihre Wirtspflanze durch eine gesteigerte Aufnahme von Phosphor fördert (*Sanders* und *Tinker* 1971, *Hayman* und *Mosse* 1972, *Jackson* et al. 1972, *Mosse* 1973, *Mosse* et al. 1973, *Hattingh* et al. 1973, *Pearson* und *Tinker* 1975, *Powell* 1975, *Hall* 1975, *Trinick* 1977, *Sanders* et al. 1977, *Barrow* et al. 1977). Die Förderung wird besonders deutlich auf Böden, die unter Mangel an verfügbarem Phosphor leiden. *Mosse* et al. (1976) ermittelten die positive Auswirkung auf die P-Aufnahme aber nur auf sauren Böden, nicht dagegen auf neutralen oder alkalischen.

Helyar und *Munns* (1975) berechneten an einem Computer-Modell die Phosphat-Flüsse im System Boden/Pflanze und sprechen aufgrund ihrer Berechnungen der Mykorrhiza eine nur geringe Bedeutung zu, eine sehr hohe dagegen der Wurzelausbreitung. Mykorrhizapilze mit unterschiedlich stark ausgebildetem Außenmycel dürften daher die Phosphatversorgung unterschiedlich beeinflussen. *Sanders* et al. (1977) impften Zwiebeln mit verschiedenen Rassen von Mykorrhizapilzen und fanden eine um so größere Förderung der Wirtspflanze, je mehr Außenmycel angelegt wurde.

Bei Feldversuchen mit Gerste und Kartoffeln trat die größte Infektionsdichte in Parzellen mit den geringsten Phosphatgaben auf (*Hayman* et al. 1975). Phosphor, der Wirtspflanze über die Blätter appliziert, reduziert das Gewicht des Außenmycels des Pilzpartners. Auf dieser Grundlage stellen *Sanders* (1975) und *Crush* (1976) die Hypothese auf, daß der Versorgungsgrad der Wirtspflanze mit Phosphor ein wichtiger Faktor sei für Ausbreitung und Infektionsintensität der Mykorrhizapilze.

In Wurzelzellen von Allium cepa mit Arbuskeln fanden *Schoknecht* und *Hattingh* (1976) größere Mengen an Phosphor, während Zellen ohne Arbuskeln keine meßbaren Phosphorquantitäten enthielten. Nach *Kinden* und *Brown* (1975, 1976) eignet sich die Wirtspflanze durch die Verdauung der Arbuskeln beträchtliche Mengen an mineralischen Nährstoffen an. Dagegen stellten *Cox* und *Tinker* (1976) aufgrund elektronen- und lichtmikroskopischer Untersuchungen die Hypothese auf, daß ein Phosphorgewinn für die Wirtspflanze weniger auf Verdauung des Endophyten zurückzuführen sei, sondern vielmehr auf einen P-Transport durch die Membranen des lebenden Pilzes und des Wirtes.

Auch die Kaliumaufnahme kann durch eine Endomykorrhiza gefördert werden, allerdings scheint dieses nur für solche Böden zu gelten, die sehr arm an Kalium sind (*Powell* 1975). *Gray* und *Gerdemann* (1973) berichten über eine gesteigerte Aufnahme von ^{35}S bei Mais und Rotklee mit Endomykorrhiza im Vergleich zu solchen ohne Mykorrhiza. *Stribley* und *Read* (1976) kultivierten Vaccinium macrocarpon mit und ohne Endomykorrhiza bei abgestuften Stickstoffgaben. Während die mykorrhizafreien Versuchspflanzen in ihrem Trockengewicht und Sproß/Wurzel-Verhältnis deutlich auf die abgestufte Stickstoffernährung reagierten, waren bei den Pflanzen mit Endomykorrhiza die Unterschiede geringer, besonders auf die höchsten und

niedrigsten N-Gaben reagierten sie weniger ausgeprägt. Diese Versuchsergebnisse unterstützen die wiederholt vorgetragene Anschauung, daß die Ericaceen-Mykorrhiza die N-Aufnahme auf stickstoffarmen Substraten fördert.

b) Ökologische Bedeutung

Auf nährstoffarmen Substraten, besonders in P-armen Böden, übt die Endomykorrhiza häufig einen positiven Einfluß auf das Wachstum der Wirtspflanze aus. Bei verschiedenen landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturpflanzen wie Getreidearten (vor allem Mais), Kartoffel, Soja, Bohne, Tabak, Tomate, Klee, Wiesengräser, Lupine, Erdbeere und Obstbäume wurde die Endomykorrhiza in den letzten Jahren eingehend studiert, aber auch bei Gehölzen des tropischen Waldes wie Inga, Khaya und Vitex fanden die symbiontischen Verhältnisse zunehmend Interesse (*Janos* 1975, *Redhead* 1975). In Feldversuchen wurde bei Mais nach Mykorrhizaimpfung eine Ertragssteigerung festgestellt (*Khan* 1972). *Graham* et al. (1976) stellten bei geimpften Kartoffelpflanzen eine signifikant höhere Knollenzahl sowie ein größeres Sproß- und Wurzelgewicht fest als bei ungeimpften Pflanzen. In entseuchten Böden konnte Kümmerwuchs bei Citrus-Sämlingen durch Einbringen von Mykorrhizapilzen beseitigt werden (*Kleinschmidt* und *Gerdemann* 1972, *Hattingh* und *Gerdemann* 1975).

Leguminosen können gleichzeitig Knöllchen und Endomykorrhizen bilden. Nach *Crush* (1974), *Daft* und *El-Giahmi* (1976) sowie *Mosse* et al. (1976) steigert eine Endomykorrhiza die Wirksamkeit der Knöllchen, was u. a. auf eine verbesserte P-Versorgung zurückgeführt wird.

Ein unterschiedlicher Besatz der Pflanzen sowohl mit Ekto- als auch mit Endomykorrhizen kann die Nährstoffaufnahme entsprechend beeinflussen. Dieses erscheint von Bedeutung bei Versuchen zur Nährstoffaufnahme; denn letztere steht nicht nur in Beziehung zum Boden mit all seinen Eigenschaften und hängt nicht nur von der Pflanzenart und ihren Umweltbedingungen ab, sondern in die Wechselbeziehungen Boden—Pflanze schaltet sich der Mykorrhizapilz ein. Dieser wird sowohl von der Pflanze als auch vom Boden beeinflußt und wirkt seinerseits auf Boden und Pflanze ein. Die Reproduzierbarkeit von Düngeversuchen wird eingeschränkt, solange über die jeweiligen Symbioseverhältnisse nichts bekannt ist. Auch bei aseptischen Versuchen mit sterilisiertem Substrat läßt sich eine Infektion der Wurzeln nie ganz ausschalten. Daher sollten Düngeversuche durch Aussagen über den Pilzbesatz der Wurzeln ergänzt werden.

Tabelle 3

Einfluß der Mykorrhizaimpfung auf die Fähigkeit zur P- und K-Aufnahme unter Wettbewerbsbedingungen

(nach *Fitter* 1977)

	ohne Mykorrhiza		mit Mykorrhiza	
	C_P	C_K	C_P	C_K
Lolium perenne	0,95	0,95	0,56	0,63
Holcus lanatus	1,05	1,09	1,31	1,29

Die Nährstoffaufnahme unter dem Einfluß der Konkurrenz anderer Arten kann ebenfalls in Relation zur Mykorrhiza stehen, wie aus den Versuchen von *Fitter* (1977) hervorgeht. Lolium perenne und Holcus lanatus (Dt. Weidel-

gras und wolliges Honiggras) wurden in Töpfen mit und ohne Endomykorrhiza sowie einzeln und im Wettbewerb miteinander kultiviert. Die Fähigkeit zur Nährstoffaufnahme unter Wettbewerbsbedingungen (C) wurde nach folgender Formel ermittelt: C = Aufnahme des Nährstoffes M durch die Art A in Wurzelkonkurrenz mit B/Aufnahme von M durch die Art A ohne Wurzelkonkurrenz. Liegt C_M für die Art A also unter 1, so ist die Art B in Konkurrenz bei der Aufnahme des Nährstoffes M überlegen. (Weitere Einzelheiten sind der Originalarbeit zu entnehmen). Wie Tabelle 3 zeigt, steigert eine Mykorrhizainfektion bei Holcus lanatus die P- und K-Aufnahme. Damit erhöht sie auch die Konkurrenzkraft, während sich bei Lolium perenne eine Mykorrhizainfektion negativ auf die Konkurrenzkraft auswirkt.

Literatur

BARROW, N. J., N. MALAJCZUK and T. C. SHAW: A direct test of the ability of vesicular-arbuscular mycorrhiza to help plants take up fixed soil phosphate. New Phytol. **78**, 269—276 (1977).

BOWEN, G. D.: Mineral nutrition of ectomycorrhizae. In: Ectomycorrhizae (G. C. MARKS and T. T. KOZLOWSKI eds.), pp. 151—205. Academic Press, New York—London (1973).

BOWEN, G. D. and A. D. ROVIRA: Microbial factors in short-term phosphate uptake studies with plant roots. Nature (London) **211**, 665—666 (1966).

COX, G. and P. B. TINKER: Translocation and transfer of nutrients in vesicular-arbuscular mycorrhizas. New Phytol. **77**, 371—378 (1976).

CRUSH, J. R.: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizae. VII. New Phytol. **73**, 743—749 (1974).

—: Endomycorrhizas and legume growth in some soils of the Mackenzie Basin, Canterbury, New Zealand. N. Z. J. Agric. Res. **19**, 473—476 (1976).

DAFT, M. J. and A. A. EL-GIAHMI: Studies on nodulated and mycorrhizal peanuts. Ann. Appl. Biol. **83**, 273—276 (1976).

FITTER, A. H.: Influence of mycorrhizal infection on competition for phosphorus and potassium by two grasses. New Phytol. **79**, 119—125 (1977).

FRANK, A. B.: Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **3**, 128—145 (1885).

—: Die Bedeutung der Mykorrhizapilze für die gemeine Kiefer. Forstw. Zbl. **16**, 185—190 (1894).

GRAHAM, S. O., N. E. GREEN and J. W. HENDRIX: The influence of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on growth and tuberization of potatoes. Mycologia **68**, 925—928 (1976).

GRAY, L. E. and J. W. GERDEMANN: Uptake of sulphur-35 by vesicular-arbuscular mycorrhizae. Plant and Soil **39**, 687—689 (1973).

HALL, I. R.: Endomycorrhizas of Metrosideros umbellata and Weinmannia racemosa. N. Z. J. Bot. **13**, 463—472 (1975).

HARLEY, J. L. and C. C. McCREADY: Uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. III. New Phytol. **51**, 342—348 (1952).

—: The Biology of Mycorrhiza. Leonard Hill, London (1969).

HATCH, A. B.: The physical basis of mycotrophy in the genus Pinus. Black Rock For. Bull. **6**, 1—168 (1937).

HATTINGH, M. J. and J. W. GERDEMANN: Inoculation of Brazilian sour orange seed with an endomycorrhizal fungus. Phytopathol. **65**, 1013—1016 (1975).

HATTING, M. J., L. E. GRAY and J. W. GERDEMANN: Uptake and translocation of ^{32}P-labelled phosphate to onion roots by endomycorrhizal fungi. Soil Sci. **116**, 383—387 (1973).

HAYMANN, D. S., A. M. JOHNSON and I. RUDDLESDIN: The influence of phosphate and crop species on Endogone spores and vesicular-arbuscular mycorrhiza under field conditions. Plant Soil **43**, 489—495 (1975).

HAYMANN, D. S. and B. MOSSE: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhizas III. New Phytol. **71**, 41—47 (1972).

HELYAR, K. R. and D. N. MUNNS: Phosphate fluxes in the soil-plant system: A computer simulation. Hilgardia **43**, 103—130 (1975).

JACKSON, N. E., R. E. FRANKLIN and R. H. MILLER: Effects of VA mycorrhizae on growth and phosphorus content of three agronomic crops. Proc. Soil Sci. Soc. Am. **36**, 64—67 (1972).

JANOS, D. P.: Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on lowland tropical rainforest trees. In: Endomycorrhizas (SANDERS et al. eds.). pp. 437—446. Academic Press, New York — London (1975).

KHAN, A. G.: The effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations on the growth of cereals. I. New Phytol. **71**, 613—619 (1972).

KINDEN, D. A. and M. F. BROWN: Electron microscopy of vesicular-arbuscular mycorrhizae of yellow poplar. II and III. Can. J. Microbiol. **21**, 1768—1780, 1930—1939 (1975).

—: Electron microscopy of vesicular-arbuscular mycorrhizae of yellow poplar. IV. Can. J. Microbiol. **22**, 64—75 (976).

KLEINSCHMIDT, G. D. and J. W. GERDEMANN: Stunting of citrus seedlings in fumigated nursey soils related to the absence of endomycorrhizae. Phytopathol. **62**, 1447—1453 (1972).

LOBANOW, N. W.: Mykotrophie der Holzpflanzen. VEB Dtsch. Vlg. Wissensch., Berlin (1960).

MELIN, E.: Studier över de norrländska myrmarkernas vegetation med särskildhänsyn till deras skosgsvegetation efter torrlägging. Akad. Avh. Uppsala, 1—426 (1917).

MELIN, E. and H. NILSSON: Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. Physiol. Plant. **3**, 88—92 (1950).

—: Transfer of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. Svensk Bot. Tidskr. **46**, 281—285 (1952).

—: Transport of labelled phosphorus to pine seedlings through the mycelium of Cortinarius glaucopus (SCHAEFF. ex Fr.) Fr. Svensk Bot. Tidskr. **48**, 555—558 (1953).

—: Translocation of nutritive elements through mycorrhizal mycelia to pine seedlings. Bot. Not. **111**, 251—256 (1958).

—: Ca^{45} used as an indicator of transport of cations to pine seedlings by means of mycorrhizal mycelia. Svensk Bot. Tidskr. **49**, 119—122 (1955).

MELIN, E., H. NILSSON and E. HACSKAYLO: Translocation of cations to seedlings of Pinus virginiana through mycorrhizal mycelia. Bot. Gaz. **119**, 241—246 (1958).

MEYER, F. H.: Die Buchen- und Fichtenmykorrhiza in verschiedenen Bodentypen, ihre Beeinflussung durch Mineraldüngung sowie für die Mykorrhizabildung wichtige Faktoren. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- und Holzwirtsch. **54**, 1—73 (1962).

—: Mycorrhizae in native and man-made forests. In: Ectomycorrhizae (G. C. MARKS and T. T. KOZLOWSKI eds.), pp. 79—105. Academic Press, New York — London (1973).

MEYER, F. H. and D. GÖTTSCHE: Distribution of root tips and tender roots of beech. In: Ecological Studies (H. ELLENBERG ed.), Vol. 2, pp. 48—52, Springer, Berlin — New York (1971).

MIKOLA P.: The effect of mycorrhizal inoculation on the growth and root respiration of Scotch pine seedlings. Proc. Int. Union Forest. Res. Organ., 14th, Vol. V, pp. 100—111 (1967).

—: Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. In: Ectomycorrhizae (G. C. MARKS and T. T. KOZLOWSKI eds.), pp. 383—411. Academic Press, New York—London (1973).

MOSER, M.: Die ektotrophe Ernährungsweise an der Waldgrenze. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien **75**, 357—380 (1957).

MOSSE, B.: Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. Ann. Rev. Phytophath. **11**, 171—196 (1973).

MOSSE, B., D. S. HAYMANN and D. J. ARNOLD: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. V. New Phytol. **72**, 809—815 (1973).

MOSSE, B., C. L. POWELL and D. S. HAYMANN: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. IX. New Phytol. **76**, 331—342 (1976).

PEARSON, V. and P. B. TINKER: Measurement of phosphorus fluxes in the external hyphae of endomycorrhizas. In: Endomycorrhizas (SANDERS et al. eds.), pp. 277—287. Academic Press, New York — London (1975).

POWELL, C. L.: Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. VIII. New Phytol. **75**, 563—566 (1975).

—: Potassium uptake by endotrophic mycorrhizas. In: Endomycorrhizas (SANDERS et al. eds.), pp. 461—468. Academic Press, New York — London (1975).

REDHEAD, J. F.: Endotrophic mycorrhizas in Nigeria: Some aspects of the ecology of the endotrophic mycorrhizal association of Khaya grandifoliola C. DC. In: Endomycorrhizas (SANDERS et al. eds.), pp. 447—459. Academic Press, New York — London (1975).

RICHARDS, B. N. and G. K. VOIGT: Role of mycorrhiza in nitrogen fixation. Nature (London) **201**, 310—311 (1964).

SANDERS, F. E.: The effect of foliar-applied phosphate on the mycorrhizal infections of onion roots. In: Endomycorrhizas (SANDERS et al. eds.), pp. 261—276. Academic Press, New York — London (1975).

SANDERS, F. E. and P. B. TINKER: Mechanism of absorption of phosphate from soil by Endogone mycorrhizas. Nature (London) **233**, 278—279 (1971).

SANDERS, F. E., P. B. TINKER, R. L. B. BLACK and S. M. PALMERLEY: The development of endomycorrhizal root systems. I. New Phytol. **78**, 257—268 (1977).

SCHOKNECHT, J. D. and M. M. HATTINGH: X-Ray microanalysis of elements in cells of VA mycorrhizal and nonmycorrhizal onions. Mycologia **68**, 296—303 (1976).

SCHWEERS, W. und F. H. MEYER: Einfluß der Mykorrhiza auf den Transport von Assimilaten in die Wurzel. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **83**, 109—119 (1970).

SHOULDERS, E. and C. W. RALSTON: Temperature, root aeration, and light influence Slash pine nutrient uptake rates. For. Sci. **21**, 401—410 (1975).

STAHL, E.: Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jb. Wiss. Bot. **34**, 534—668 (1900).

STEVENSON, G.: Fixation of nitrogen by non-nodulated seed plants. Ann. Bot. **23**, 622—635 (1959).

STRIBLEY, D. P. and D. J. READ: The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VI. New Phytol. **77**, 63—72 (1976).

STONE, E. L.: Some effects of mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Montery pine seedlings. Proc. Soil Sci. Amer. **14**, 340—345 (1950).

TRINICK, M. J.: Vesicular-arbuscular infection and soil phosphorus utilization in Lupinus spp. New Phytol. **78**, 297—304 (1977).

WALTER, H.: Besonderheiten des Stoffkreislaufes einiger terrestrischer Ökosysteme. Flora **164**, 169—184 (1975).

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. F. H. Meyer, Institut f. Landschaftspflege u. Naturschutz d. Techn. Univ. Hannover, Herrenhäuser Str. 2, 3000 Hannover 21.